Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	35	9–26	München, 15. 12. 1995

Diaperoecia neumeieri, eine neue multilamelläre cyclostome Bryozoenart aus dem Turon von Zaitzkofen (Oberpfalz, Bayern)

Von EHRHARD VOIGT *)

Mit 5 Tafeln

Kurzfassung

Die häufigste Bryozoenart im Oberturon (Großberger Schichten) von Zaitzkofen (20 km SE Regensburg, Oberpfalz, Bayern) ist *Diaperoecia neumeieri* n. sp., entdeckt von Herrn Franz NEUMEIER (Zaitzkofen). Ihr Zoarium bildet inkrustierende, multilamelläre Kolonien von sehr verschiedener Größe und Gestalt. Die bis zu 4 cm großen Exemplare weisen innere zylindrische oder flache Hohlräume auf, welche offensichtlich dem fossil nicht überlieferten Substrat entsprechen. Die Zoarien haben die Gestalt verzweigter Stämme oder knolliger Gebilde mit hohlen Fortsätzen. Ungewöhnlich sind die spiralig gebogenen Zooecien der Pseudo-Ancestrula-Region und die kleinen zentralen Öffnungen in den terminalen Diaphragmen zahlreicher Aperturae, die den Nanozooiden jurassischer und rezenter Cyclostomata (*Plagioecia*, *Diastopora*) sehr ähnlich sind. Knospungsstrukturen, taxonomischer und systematischer Status dieser und ähnlicher Formen wie *Reptomultisparsa* sowie Autökologie der vorliegenden Art werden diskutiert.

Abstract

The most common bryozoan species in the Upper Turonian of Zaitzkofen (20 km SE Regensburg, Oberpfalz, Bavaria) is *Diaperoecia neumeieri* n. sp. discovered by Franz NEUMEIER (Zaitzkofen). Its Zoarium forms encrusting multilaminar colonies of very different shape and size consisting of up to 80 zooecial layers. Most specimens have internal cylindrical or flat hollows, obviously the molds of unpreserved substrates. The specimens, wich are up to 4 cm in size, have the shape of branched stems or bulbous bodies with irregular hollow projections. Unusual are the spirally bent zooecia of the Pseudo-Ancestrula region and the minute central openings in the terminal diaphragms of numerous apertures resembling those previously observed in a few Jurassic and Recent cyclostomatous bryozoans. Budding structures, taxonomic and systematic status of similar taxa such as *Reptomultisparsa* and the autecology of the species in question are discussed.

*) Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. EHRHARD VOIGT, Geolog.-Paläontol. Institut und Museum der Universität Hamburg, Bundesstraße 55, D-20146 Hamburg

I. Einführung

Das Vorkommen von Bryozoen in der Regensburger Kreide ist zwar seit langem bekannt, doch ist eine nähere Bearbeitung bislang noch nicht erfolgt. Dies hat seinen Grund nicht nur in der durchweg schlechten Erhaltung der Bryozoen dieses Gebietes. Es kommt hinzu, daß das in den älteren Sammlungen vorhandene ohnehin spärliche Material, ebenso wie eine von mir in den zwanziger Jahren im Turon von Eggmühl, Oberpfalz, gesammelte Bryozoenfauna, im zweiten Weltkrieg vernichtet wurde. Eine von Gümbel (1868: 760) veröffentlichte Liste von 21 Regensburger Kreidebryozoen-Arten, vorwiegend aus den oberturonen Großberger Schichten, ist heute völlig überholt. Da auch dieses Material nicht mehr existiert, ist eine Revision dieser Fauna unmöglich. Dacqué (1936) hat in seiner Monographie der Fauna der Regensburger Oberkreide die Bryozoen nicht behandelt. Eigens an verschiedenen Lokalitäten neu gesammeltes Material ist wegen der sehr schlechten Erhaltung für eine Bearbeitung wenig geeignet.

Es ist daher sehr zu begrüßen, daß es Herrn Franz Neumeier in Zaitzkofen (Oberpfalz) gelungen ist, im Rahmen seiner umfangreichen Fossilaufsammlungen bei Zaitzkofen eine reiche, bisher unbekannte Bryozoenfauna zu entdecken. Dafür, daß er mir dieses im Laufe vieler Jahre gesammelte Material zur Bearbeitung überlassen hat, gebührt ihm mein besonderer Dank.

Unter der etwa ein Dutzend Arten umfassenden Bryozoenfauna verdient eine im folgenden unter dem Namen *Diaperoecia neumeieri* n.sp. beschriebene cyclostome Bryozoenart besonderes Interesse. Sie unterscheidet sich von den aus Mitteleuropa bekannten multilamellären cyclostomen Bryozoen nicht nur durch die Größe ihrer Zoarien, sondern auch durch ihren Knospungsmodus und die bisher zum ersten Mal bei einer Kreide-Art nachgewiesenen sekundären Nanozooecien.

II. Fundort

Der Fundort liegt auf einem Acker an der Straße R 1 westlich vom Ortskern Zaitzkofen, wo unter der Ackerkrume fossilreiche, harte, kalkarenitische, glaukonitische Kalke der oberturonen Großberger Schichten anstehen. Sie enthalten eine reiche Fauna (dickschalige Ostreaceen, Gastropoden, Korallen, Calcispongien, Brachiopoden, Bryozoen, Echinodermenreste und als große Seltenheit auch Steinkerne von Ammoniten und Nautiliden). Bei allen Fossilfunden handelt es sich um lose auf dem Acker aufgesammeltes Material. Da ein Profil des Anstehenden im Untergrund nicht bekannt ist und sich auch kein Aufschluß in der Nähe befindet, ist vom Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München eine Grabung an der Fundstelle geplant. Der Erhaltungszustand der Bryozoen ist unterschiedlich, meist jedoch ungünstig, da viele Exemplare nicht nur stark abgerollt, sondern auch partiell verkieselt und teilweise durch Huminsäuren entkalkt oder korrodiert sind. Die Bryozoen-Zooecien liegen dann in Steinkernerhaltung vor (Taf. 4, Fig. 1, 2, 4) oder sind durch Kalkauflösung ganz verschwunden. Andere Stücke sind von inneren Hohlräumen durchzogen oder – wohl postmortal – von Bohrorganismen angebohrt.

III. Systematik

Ordo Cyclostomata

Subordo Tubuliporina MILNE-EDWARDS, 1838.

Genus *Diaperoecia* CANU, 1918.

Diaperoecia neumeieri n. sp. Taf. 1–5

Derivatio nominis: Benannt nach dem Finder Herrn Franz NEUMEIER (Zaitzkofen).

Holotypus: Coll. VOIGT Nr. 13395 (Photokartei der Coll. VOIGT, Geol.-Paläontolog. Institut und Museum der Universität Hamburg).

Locus typicus: Zaitzkofen (Oberpfalz) 20 km SE Regensburg

Stratum typicum: Ober-Turon, Großberger Schichten.

1. Diagnose

Zoarium meist 2–4 cm groß, multilamellär, gewöhnlich aus 5–20 Zooecienlagen bestehend, gelegentlich bis zu 80 Schichten aufweisend. Form des Zoariums vielgestaltig, knollig bis ästig, auch netzförmig verwachsen, stets von der Morphologie des vergänglichen (pflanzlichen ?) Substrats abhängig, das im Inneren der Kolonie miteinander kommunizierende Kanäle oder zylindrische Hohlräume hinterlassen hat, die von übereinander liegenden Zooecienlagen umgeben sind. Diese bestehen aus sehr zahlreichen neben- und übereinander lagernden, eng miteinander verbundenen einschichtigen Subkolonien, die durch vegetative (asexuale) Knospung entstanden sind. Diese Subkolonien knospen aus der jeweils darunter befindlichen älteren Subkolonie von einer Pseudo-Ancestrula. Die Zooecien der Pseudo-Ancestrula-Region sind halbkreisförmig bis spiralig gebogen und markieren durch ihre wirtelförmige Anordnung den Anfang der neuen sich fächerförmig verbreiternden Subkolonie. Die quinkunxional angeordneten Zooecien der übereinanderliegenden Subkolonien sind daher meist in verschiedener Richtung (Taf. 5, Fig. 3) orientiert. Sie sind relativ lang, schmal, stets

gleich breit und zeigen eine ebene, glatte Frontalwand, die von oft kaum sichtbaren Langslinien begrenzt ist (Taf. 3, Fig. 3). An Steinkern-Exemplaren, welche die Sedimentfüllung des Zooecien-Lumens plastisch wiedergeben (Taf. 2, Fig.4, Taf. 5, Fig. 4), ist die wahre Länge der Zooecien deutlich zu erkennen, die oft das 5–10-fache ihrer Breite ausmacht.

Wo die niedrigen ringförmigen Peristome fehlen (Taf. 5, Fig. 1), erscheint die Stockoberflache völlig glatt. Streckenweise sind die Aperturae von terminalen Diaphragmen geschlossen und zeigen in der Mitte eine kleine ringformige Öffnung (sekundäre Nanozooecien Taf. 3, Fig. 5, s. S. 16).

Wachstumsrand der Subkolonien mit nur einer Generation immaturer Zooecien. Pseudoporen sehr klein, kaum sichtbar und meist nur am Steinkern, wo sie mit Sediment gefüllt als kleine Pusteln erscheinen, erkennbar. Gonozooecien (Gonozooide, Ovizellen) sehr selten, blasenförmig, von Peristomen durchbohrt.

Maße

Apertura	0,10–0,12 mm
Peristom	0,10–0,13 mm
Gonozooecium	0,75 mm

2. Beschreibung

Die Gestalt des Zoariums ist außerordentlich verschieden (Taf. 1, Fig. 1–6) und hängt ganz von der unterschiedlichen Form des ehemaligen, vergänglichen Substrats (siehe S. 18) ab, dessen Natur meist unbekannt ist. Zwischen kugelig knolligen (Taf. 1, Fig. 2, 4), glatten aber auch mit Wulsten und unregelmaßigen Buckeln versehenen oder baumartig verastelten (Taf. 1, Fig. 5–6) oder zahlreiche konisch zylindrische Auswuchse aufweisenden Kolonien gibt es alle Ubergange. Auch zwei bis dreidimensionale, netzformig miteinander verwachsene Exemplare kommen vor. Ist die stumpfkegelformige Spitze der Aste oder Vorsprunge (Taf. 1, Fig. 5) abgebrochen, so erscheint stets in ihrer Mitte ein zylindrischer, mehr oder minder breiter Hohlraum. Diese im Inneren aller Zoarien befindlichen Hohlraume sind sehr unregelmäßig gestaltet, stehen aber samtlich miteinander in Verbindung. An dunnen Ästen oder Vorsprüngen zahlt man 5–10, an dicken bis zu 20 oder mehr Zooecienlagen. Ein dickes Exemplar zeigt gegen 80 Lagen, die einander regelmaßig, aber diskordant uberlagern. Der Innenraum der Zooecien ist hohl oder mit Kalzit ausgefüllt. Die selten gut erhaltene Oberfläche der Kolonie zeigt die einzelnen einander in verschiedenen Richtungen überwachsenden Subkolonien (Taf. 4, Fig. 4). Diese bestehen aus im Quinkunx (Taf. 3, Fig. 3–4) angeordneten langgestreckten, schmalen, gleichbreiten Zooecien (Taf. 3, Fig. 1, 3) mit ihren runden oder ovalen, quinkunxial angeodneten Aperturae und zeigen oft keine (Taf. 3, Fig. 1) oder nur sehr niedrige Peristome (Taf. 3, Fig. 2–4). Auf der dann sehr glatten und ebenen Kolonie-Oberfläche sind die zarten lateralen Grenzlinien der Zooecien unter dem Binokular zwar deutlich sichtbar, jedoch in REM-Aufnahmen wegen ihres zu geringen Reliefs kaum darstellbar. Sie verschwinden hier manchmal zugunsten einer schwachen, quer zur Wachstumsrichtung der Zooecien orientierten Querrunzelung (Taf. 3, Fig. 2). Bei guter Erhaltung sind die Peristome stellenweise durch ein terminales Diaphragma verschlossen, das im Zentrum eine kleine, ringförmig umrandete Offnung zeigt (Taf. 4, Fig. 4–5). Auf diese bei Kreidebryozoen bisher unbekannten sogenannten sekundaren Nanozooecien oder Nanozooide wird später (S. 16) noch eingegangen werden. Die einzelnen übereinandergelagerten Zooecienschichten knospen asexual von der durch eine

freischwimmende, sexual entstandene Larve durch Metamorphose gebildeten Ancestrula der Primär- oder Mutterkolonie. Unilamellare Primarkolonien wurden bisher nicht gefunden. Sie sind stets von den aus der Primärkolonie durch asexuelle Knospung gebildeten jungeren Zooecienschichten überwachsen. Diese bestehen stets aus einer Anzahl individueller kleinerer Kolonien, die den Charakter von Subkolonien haben und hier auch als solche bezeichnet werden. Sie wachsen neben- und übereinander und überlagern sich diskordant (Taf. 5, Fig. 2–4), wobei sie sich in verschiedenen Richtungen fächerförmig ausbreiten. Das hat zur Folge, daß die Längsachsen der Zooecien zweier übereinanderliegender Subkolonien sich meist überkreuzen. Dies ist an Exemplaren in Steinkernerhaltung besonders deutlich zu sehen (Taf. 4, Fig. 1, 2, 4). Jede Subkolonie beginnt mit einem deutlich ins Auge fallenden „Primordial"-Bereich neben der Pseudo-Ancestrula, indem die ältesten Zooecien hier halbkreisförmig eingekrümmt sind, so daß der Eindruck eines anfänglich spiralig orientierten Wachstums entsteht (Taf. 4, Fig. 1–4, Taf. 5, Fig. 3–4). An stark verwitterten oder weitgehend entkalkten Kolonien, bei denen besonders viele Zooecienlagen offen liegen und die wie „zerfressen" aussehen, erscheinen die einzelnen Lagen als treppenartig voneinander abgesetzte Terrassen, und das Ganze erinnert an eine Miniatur-Schichtstufen-Landschaft (Taf. 4, Fig. 4). Andere Stücke sind durch Verkieselung und Kalkauslaugung so stark verandert, daß sie kaum noch als Bryozoen zu erkennen sind. Gonozooecien (Ovicellen) sind außerordentlich selten zu finden (Taf. 2, Fig. 4). Ihr Nachweis gelang nur an einem Zoarium in Gestalt einer kleinen, von Peristomen durchbrochenen Blase, was fur die Zuteilung zum Genus *Diaperoecia* CANU 1918 spricht. Zur Erhärtung dieser Aussage ist allerdings der Nachweis weiterer und vor allem größerer Ovicellen erwünscht. Bei zwei Exemplaren (Taf. 5, Fig. 1, 5, im Querschliff angeschnittene längliche Hohlraume mit einem Zooecienrohrchen in der Mitte) handelt es sich vielleicht um Gonozooecien.

3. Beziehungen

Mit ihrer eigenartigen substratbedingten Koloniegestalt, ihrer extrem hohen Zahl von Zooecienschichten (Subkolonien) und der wirtelförmigen Knospungsstruktur im Bereich der Pseudo-Ancestrula steht die Art innerhalb der ungemein reichen Kreidebryozoenfauna völlig isoliert da. Hinzu kommt noch der Nachweis von sekundären Nanozooecien (MC KINNEY 1977, BANKROFT 1986), die bei Kreidebryozoen bisher unbekannt sind.

Pluri- oder multilamelläre „Bereniceen" sind zwar in der Kreide nicht selten und wurden in der älteren Literatur nach dem Beispiel von d'ORBIGNY (1853) und GREGORY (1899) meist unter dem Namen „*Reptomultisparsa*" d'ORBIGNY, 1852 = *Semimultisparsa* d'ORBIGNY, 1852, zusammengefaßt. Die einzige in ihrer rohrenformigen, multilamellären Wuchsform unserer Art ähnliche Spezies ist die von d'ORBIGNY (1851, Taf. 639, Fig. 1-3) als *Diastopora tuberosa* abgebildete und unter dem Namen *Semimultisparsa tuberosa* d'ORBIGNY (1853: 871) beschriebene röhrenartige Form aus dem französischen Santonium-Campanium. Auch sie besteht aus ca. einem Dutzend einander überwachsender Subkolonie-Schichten, jedoch mit zentrifugaler Knospung. Ihr Gonozooecium ist nicht bekannt, und ihre systematische Zugehörigkeit ist daher ungewiß. Auffallenderweise sind jedoch jurassische *Reptomultisparsa*- und *Mesenteripora*-Arten aus dem Bathonium von Ranville (Calvados, Frankreich) unserer Art viel ahnlicher als die multilamellären Kreidearten. So zeigt z.B. *Atractosoecia incrustans* d'ORBIGNY 1853 (nach WALTER 1969 und TAYLOR (1976) = *Reptomultisparsa* (siehe S. 14) im Anschliff bis zu 40 Zooecienlagen (BUGE & FISCHER 1970: 10), und ihre Fig. 12 auf Taf. 7 läßt eine ähnliche wirtelartige Anordnung der Anfangsregion einer Subkolonie wie bei *Diaperoecia neumeieri* n. sp. erkennen. Die Art inkrustiert stets Schneckengehäuse, die von Paguriden (Einsiedlerkreb-

sen) bewohnt waren, mit denen die Bryozoen in Symbiose lebten. Eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen der Jura- und der Kreideart ist jedoch daraus nicht abzuleiten, wie schon aus den Ovicellen-Typen beider Taxa hervorgeht. Eine dem Habitus nach ähnliche multilamelläre cheilostome Bryozoenart aus dem Cenoman der Regensburger Kreide (Grünsandstein von Neukelheim-Wutzelhofen) ist *Cellepora procacena* GÜMBEL (1868 S. 770). Es handelt sich wahrscheinlich um eine Onychocellide. Das Original existiert nicht mehr.

IV. Diskussion

1. Systematische Stellung

Die Zuweisung der vorliegenden Art zu *Diaperoecia* CANU, 1918 gründet sich auf die Entdeckung einer einzigen noch nicht 1 mm erreichenden Ovicelle (Gonozooecium, Gonozoid), ohne deren Nachweis sie vorläufig als fraglich bei ?*Reptomultisparsa* (sensu GREGORY 1899) untergebracht werden müßte. Während GREGORY (1899) noch alle multilamellären „bereniciformen" Species unter dem Namen *Reptomultisparsa*, ohne Rücksicht auf die Ovicellen-Morphologie, zusammengefaßt hatte, vereinigen WALTER (1969: 75 und TAYLOR (1976, 1980, 1984) sowohl uni- als auch multilamellare Formen mit länglicher, spindelförmiger (fusiformer), in Wachstumsrichtung der Zooecien orientierter Ovicelle unter dem Namen *Reptomultisparsa* d'ORBIGNY, 1853. Als Generotypus wird von beiden Autoren *Diastopora incrustans* d'ORBIGNY, 1850 angegeben. Die von BASSLER (1953: G 43) im Treatise als Typus-Art genannte *Diastopora microstoma* MICHELIN, 1846, die von GREGORY (1896: 114) und WALTER (1969: 76) für ein Synonym von *R. incrustans* d'ORBIGNY, 1850 gehalten wird, ist nach TAYLOR (1984: 78) von letzterer Art verschieden. *Atractosoecia* CANU & BASSLER, 1922: 10, Taf. 5, Fig. 7) mit der Typusart *A. edwardsi* CANU, 1913 aus dem Bathonium von Ranville (Calvados), ist nach WALTER (1969: 74) und TAYLOR (1984: 78) ein jüngeres Synonym von *Reptomultisparsa* mit ihrem Generotypus *A. edwardsi* CANU conspezifisch mit *Reptomultisiparsa incrustans* d'ORBIGNY. BUGE & FISCHER (1970) lehnen jedoch die Argumentation von WALTER und TAYLOR ab und halten an dem Genusnamen *Atractosoecia* fest.

2. Die Wirtelstruktur der Pseudo-Ancestrula-Region der Subkolonien

Normalerweise erfolgt bei den inkrustierenden „Bereniceen" das Wachstum der Zooecien radial vom Zentrum, oder die von der Pseudo-Ancestrula (siehe S. 15) aus knospenden Tochterzooecien wachsen zunächst in distaler Richtung, um sich danach in zwei divergierende Loben zu teilen, die sich rückwärts wachsend dann wieder vereinigen. Bei der vorliegenden Art geschieht dieser rückwärts orientierte Knospungs-Prozeß bereits dicht neben der Pseudo-Ancestrula, indem sich die ältesten Zooecien halbkreisförmig bis fast spiralig einkrümmen, so daß eine auf den ersten Blick ins Auge fallende charakteristische, wirtelförmige oder spiralige Figur entsteht (Taf. 4, Fig. 1–4). Sie markiert sehr konstant jeweils diejenige Stelle, wo eine neue Subkolonie beginnt und sich über der älteren ausbreitet.

3. Zoariale Knospung und Wirtelstruktur der Pseudo-Ancestrula-Region

Wie bereits erwähnt, beginnt die Astogenese multilamellarer Zoarien mit der Ansiedlung der Primär- oder Mutterkolonie, die von einer freischwimmenden, sexual erzeugten Larve gebildet wird, die sich durch Metamorphose in die Ancestrula, das Mutterzooecium der Kolonie, verwandelt. Alle jüngeren Zooide und die von ihnen gebildeten Subkolonien gehen aus ihr durch asexuelle (vegetative) Knospung hervor, die auch zoariale Knospung genannt wird. Da nur die aus einer Larve gebildete Ancestrula eine echte Ancestrula ist, ist das Primärzooecium einer Subkolonie von ihr genetisch verschieden und benötigt eine andere Bezeichnung. Für derartige Fälle wird hier der in der Literatur bisher kaum gebrauchte, von CANU & BASSLER 1923 vorgeschlagene Terminus „Pseudo-Ancestrula" übernommen (siehe auch PITT & TAYLOR 1994). Mit diesem Namen bezeichnen CANU & BASSLER (1923: 20) das bei der miozänen *Membrampora flabellata* CANU, 1904 jeweils an der Basis einer neuen Zooecienlage gebildete Primärzooid. Es handelt sich hier bei dieser cheilostomen Art um einen mit unserer *D. neumeieri* n. sp. durchaus vergleichbaren analogen Fall. Zur Vermeidung von Irrtümern sei noch vermerkt, daß CANU (1900: 359) *Biflustra flabellata* d'ORBIGNY (1852: 275, Taf. 695, Fig. 4–6) aus dem Campanium von Meudon in das Genus *Membrampora* BLAINVILLE, 1830 versetzt hatte, bevor er 1904 seine neue Art aus dem Miozän von Argentinien, *Membrampora flabellata* aufgestellt hatte. MARCUS & MARCUS (1962: 209 ff.) haben die Bildung der Pseudo-Acestrula bei der Regeneration zerbrochener „lunulitiformer" Kolonien von *Discoporella umbellata* (DEFRANCE, 1823) kontrolliert. Sie beginnt auch hier mit der Knospung einer Pseudo-Ancestrula aus einem unversehrten Zooid. Dieser Vorgang wird von den Autoren zoariale Knospung genannt.

4. Wachstums-Strategie

Diese Knospungs- und Wachstumsstrategie bewirkt, daß die Zooecien der nächst jüngeren Schicht oft nicht parallel zu denen der älteren Subkolonie orientiert sind, sondern diese in verschiedenen Richtungen kreuzend überlagern, was offenbar die Festigkeit und die Stabilität des Zoariums erhöht (Sperrholz-Prinzip). Einen ähnlichen Knospungsmodus zeigt auch die bereits erwähnte Abbildung von BUGE & FISCHER (1970: Taf. 7, Fig. 12) bei der von ihnen *Atractosoecia incrustans* (d'ORBIGNY) genannten Art aus dem französischen Bathonium. Sie entspricht jedoch nicht den von TAYLOR (1976: Fig. 3–5) skizzierten ähnlichen „D-Strukturen", die nicht die individuellen Wachstumsrichtungen der einzelnen Zooecien, sondern die senkrecht dazu verlaufenden Wachstumsfronten der multilamellären *Reptomultisparsa* und *Mesenteripora*-Arten darstellen, so auch die der bereits oben erwähnten *Reptomultisparsa incrustans* d'ORBIGNY (nach TAYLOR, 1970, 1984 und WALTER, 1969) mit der mit diesem Genus synonymen Gattung *Atractosoecia* CANU & BASSLER 1922. Die Besiedelung des Substrats begann natürlich mit der Festsetzung einer sexual erzeugten schwimmenden Larve, aus der durch Metamorphose die Ancestrula hervorgeht, welche die Primär- oder Mutterkolonie des multilamellären Zoariums bildet. Ob dies ebenfalls jene anfängliche Wirtelstruktur besaß, ist nicht zu ermitteln, da sie stets unter den jüngeren von ihr ausgehenden Subkolonien begraben ist. Ebenfalls bereits in der Periancestrular-Region beginnendes Spiralwachstum charakterisiert auch die cheilostome Art *Calpensia nobilis* (ESPER). POLUZZI (1971, Text Fig. 1–2, Taf. 4, Fig. 1–2) sieht in dieser Wachstumsstrategie die Tendenz, den nötigen Substratraum für die Ausbreitung der Kolonie gegen andere Besiedler (space competitors) zu sichern. Diese Deutung trifft jedoch für *Diaperoecia neumeieri* n. sp. nicht zu, da sie außerhalb ihres eigenen Zoariums keinen weiteren Substratraum benötigt.

5. Sekundäre Nanozooide

Es ist sehr bemerkenswert, daß bereits mehrfach erwähnte sekundäre Nanozooide – hier bei unserer fossilen Art besser Nanozooecien genannt, da die Bezeichnung Nano-„zooid“ auf die Weichteile in den Zooecien-Röhren beschränkt werden sollte – erstmalig bei einer Kreidebryozoe festgestellt werden konnten. Sie sind bei *Diaperoecia neumeieri* an zahlreichen Zooecien nachgewiesen, bei denen die Apertura durch eine zentrale Öffnung durchbohrt ist. Diese ist oft ringförmig umrandet oder in einen röhrenförmigen Fortsatz ausgezogen (Taf. 1, Fig. 7, Taf. 3, Fig. 4–5). Fig. 4 zeigt sie gut ausgebildet neben offenen Aperturae.

Von den echten Nanozooiden (Nanozooecien), wie die kleinen, mit nur einem einzigen Tentakel ausgestatteten Heterozooide bei dem cyclostomen Genus *Diplosolen* Canu 1918 von Borg 1926 genannt wurden, unterscheiden sich die sekundären Nanozooide (Silén & Harmelin (1974: 90 ff.) durch ihre Morphologie und Ontogenese. Sie unterscheiden sich äußerlich von normalen Autozooecien nur dadurch, daß ihre Peristome durch ein terminales Diaphragma bis auf eine kleine zentrale runde Öffnung geschlosssen sind. Diese Öffnung ist bei rezenten Arten wie *Plagioecia sarniensis* Norman und anderen tubuliporinen Cyclostomata distal von einem spitz zulaufenden Röhrchen umgeben (Silén & Harmelin 1974, Fig. 16, Schäfer 1991, Tf. 52, Fig. 3). Bei fossilen Formen ist meist nur ein einfaches oder ringförmig umrandetes Loch zu sehen. An lebenden Kolonien wurde beobachtet, daß aus diesem Röhrchen ein winziges fingerartiges Gebilde hervorgestreckt werden kann, ähnlich wie der Tentakel der Nanozooide von *Diplosolen*. In der Autozooecienröhre befindet sich ein stark reduziertes, nicht mehr sich selbst ernährendes Zooid, das aus dem ehemals die Zooeciumröhre bewohnenden degenerierten Autozooid gebildet wurde. Ein derartiges bisher unbekanntes Phänomen (McKinney & Jackson 1984: 196), die Umwandlung eines Autozooids in ein „Heteromorph“, ist erstaunlich und rechtfertigt den Begriff „sekundäres Nanozooid“, Eine derartige Umwandlung hat demnach auch bei unserer Art stattgefunden. Die Folgerung, daß die Existenz sekundärer Nanozooide auf phylogenetische Beziehungen hinweist, ist allerdings unzulässig, nachdem inzwischen sekundäre Nanozooide nicht nur bei verwandten anderen tubuliporinen Taxa, sondern auch bei der rectangulaten Gattung *Disporella* Gray, 1948 (Moyano, 1982) nachgewiesen und von McKinney (1977: Fig. 4) bei *Lyroporella quincunxialis* Hall, 1857 festgestellt wurden, nebst Angaben über derartige Befunde an paläozoischen Fenestrata in der älteren Literatur (Bankroft 1986: 208, Fig. 1 D, E, F). Die von diesen Autoren geäußerte Vermutung, daß die Funktion der sekundären Nanozooide in der Reinigung des Zoariums oder der Abwehr fremder Larven von der Kolonie besteht, wird von McKinney & Jackson (1984: 196) nicht mehr aufrecht erhalten, sondern für „obscure“ erklärt.

Die ersten fossilen sekundären Nanozooecien wurden von Walford (1894: Taf. 5–7) von der von ihm für eine cheilostome Bryozoe gehaltenen *Cisterrifera inconstans* Walford, 1887 aus dem mittleren Lias (Pliensbachium) abgebildet. Walter & Powell (1973: 219, Taf. 20) haben die Art revidiert, als Synonym von *Mesenteripora wrightii* (Haime, 1854) erkannt und die ersten REM-Aufnahmen von sekundären Nanozooecien geliefert. Der Nachweis fossiler Nanozooecien bei der vorliegenden Art ist insofern besonders bemerkenswert, als es u. W. seit dem mittleren Lias bis heute, in einem Zeitraum von ca. 190 Millionen Jahren, keinen fossilen Beleg für dieses eigenartige Phänomen gibt.

6. Autökologie

Hinsichtlich ihrer Wuchsform gehört *Diaperoecia neumeieri* n. sp. zu den zahlreichen inkrustierenden tubuliporiden cyclostomen Bryozoen, weist jedoch in ihrer Astogenese und

Morphologie einige autökologische Besonderheiten auf, die im folgenden diskutiert werden sollen.

Bei den inkrustierenden Taxa unterscheidet TAYLOR (1976, 1984, 1990):

1. uniseriale Formen (z.B. *Stomatopora*), die als schnellwüchsige „Läufer"-Formen („runners") mit nur jeweils einem Zooecium am Distal-Ende der einzelnen verzweigten Äste ein „eindimensional" größeres Substrat netzförmig überziehen, absichern und besetzen können.
2. einschichtige Ausbreitungen (sheets) multiserialer Formen (z.B. „*Berenicea*"-Typ) mit allseitiger Wachstumsfront an der Peripherie des Zoariums auf derselben Ebene. Zwar können sie kleinere Areale langsamer besiedeln, aber im Fall von Raum-Kompetenz im Gegensatz zu den „Läufern" oder „Rennern" eine Abwehr- (= 2-dimensionale Phalanx-Strategie) und Ovicellen entwickeln. Beide niedrigen Wuchsformen bleiben jedoch am Boden - sofern sie nicht sich über den Meeresboden erhebende Substrate inkrustieren.

Gegenüber den Wuchsformen 1 und 2 erreichen multilamelläre Zoarien wie *D. neumeieri* n. sp. durch kontinuierlichen Aufwuchs auf ihrer 2-dimensionalen primären Mutterkolonie die dritte Dimension. Durch die Übereinanderlagerung immer neuer Zooecienschichten (bis zu 80!) auf derselben engräumigen Siedlungsfläche können hunderte von neben- und übereinander wachsenden Subkolonien gebildet werden, wodurch das Potential für die Knospung der Einzel-Zooide enorm gesteigert wird. Durch die Aufstockung der Subkolonien gewinnen die jüngeren Schichten mehr Abstand vom Meeresboden. Für die Bryozoen als Suspensionsfresser ist die Nutzung einer etwas höheren Wasserströmung über dem Boden vorteilhaft, und das Risiko der Eindeckung mit Sediment ist geringer. Der Nachteil dieser Wachstumsstrategie besteht freilich darin, daß die älteren Zooide einer Subkolonie von der sie inkrustierenden jüngeren Subkolonie rasch überwachsen werden. Wie aber Beobachtungen an rezenten Beispielen ergeben haben, weisen im allgemeinen nur die peripheren Zooecien an der distalen Wachstumsfront lebende Zooide auf, während sie im proximalen Bereich bereits degeneriert oder abgestorben sind. Der durch die „ Autobioimmuration" entstandene Schaden ist daher zweifellos gering. Bei *D. neumeieri* n. sp. war an einer mittelgroßen Kolonie die gleichzeitige Knospung vieler neuer Individuen stets gewährleistet. Ihr Reproduktions-Potential war auch dadurch besonders groß, daß sie oft stark verzweigte Substrate besiedelte, deren allseitig inkrustierte Äste und Vorsprünge vielen Subkolonien gleichzeitig Raum boten. Monticuli, d. h. kleine regelmäßig über die Stockoberfläche verteilte Höcker oder Buckel, wie sie besonders bei multilamellären Cyclo- und Cheilostomata, aber auch bei paläozoischen Taxa auftreten und bei der Nahrungsaufnahme der Zooide den Ausstoß des von den Tentakeln filtrierten Wassers begünstigen, kommen bei *D. neumeieri* n. sp. nicht vor. Sie werden jedoch für die oben mehrfach genannte multilamelläre *Reptomultisparsa incrustans* d'ORBIGNY von TAYLOR (1975) als charakteristisch angegeben.

Auffallend ist, daß im Gegensatz zu vielen ein günstiges Substrat bietenden Bryozoenarten ein Bewuchs durch Epöken, wie besonders andere inkrustierende Bryozoenarten, fast ganz fehlt. Unter den ca. 75 Exemplaren sind nur 2 von kleinen *Onychocella*- und „*Membranipora*"-Arten bewachsen, wahrscheinlich postmortal. Dreimal fand sich Bewuchs durch 2–3 mm dicke *Serpula*-Röhren, die sich zu Lebzeiten der Bryozoen auf ihnen festgesetzt hatten. Dies wird dadurch bewiesen, daß sie von den Bryozoen selbst wieder randlich überwachsen sind. Mehrfach wurden auch kleine Ostreen als vermutlich postmortaler Bewuchs festgestellt. Bekanntlich können sich ctenostome Bryozoen, z. B. *Alcyonidium*, durch die Emission toxischer Substanzen ihr Umfeld absichern. Auch könnte man mit BANCROFT (1986) vermuten, daß die sekundären Nanozooide eine Abwehr- und Reinigungsfunktion besessen haben, wodurch die Besiedelung durch fremde Larven erschwert oder verhindert wurde (siehe S. 16).

Offensichtlich war das Habitat bei Zaitzkofen begünstigt, da die Art sonst in keinem der jetzt meist nicht mehr zugänglichen Aufschlüsse der Großberger Schichten gefunden wurde und auch in der benachbarten Böhmischen Kreide nicht vorkommt.

Wenn trotz des hohen Energie-Milieus, auf das die groben Sande und die abgerollten Fossilien der Großberger Schichten (DAQUÉ 1939: 26) schließen lassen, die Art hier so gut gedeihen konnte, so liegt dies wahrscheinlich an dem für sie günstigen, aber leider nicht bekannten vergänglichen Substrat. Da an allen Exemplaren die Unterseite der inkrustierenden Basalschicht korrodiert oder abradiert ist und daher das Lumen der Zooecien überall offen liegt, ergibt sich kein Hinweis auf die Oberflächenbeschaffenheit des Substrats, das offensicht lich meist hochwüchsig und vielfach verästelt war. Die auf ihm siedelnden Bryozoen waren demnach zu Lebzeiten vor Abrollung auf dem Meeresboden geschützt. Da Seegräser als Substrat nicht in Betracht kommen, dürften die Bryozoen vermutlich auf Algen oder nicht fossil erhaltungsfähigen Alcyonariern (Hornkorallen) gesessen haben.

Sehr auffallend ist, daß im Inneren der Hohlräume nirgends die Basalwand der Zooecien erhalten ist. Sämtliche Zooecien sind auf ihrer Unterseite offen und sehen so aus, als ob sie abradiert odeer von Bohrorganismen abgeschabt oder „angekratzt" waren. Wie dies allerdings mit der Vorstellung eines zweifellos vorhanden gewesenen nicht erhaltenen Substrats in Einklang zu bringen ist bleibt ungeklärt.

V. Dank

Dank gebührt Herrn Franz NEUMEIER, Zaitzkofen, für die Überlassung des Materials; Dr. P. D. TAYLOR (London) für Disskusion, Herrn Dr. Kl. EISERHARDT (Hamburg) für die Anfertigung der REM-Aufnahmen und der Deutschen Forschungsgemeinschaft in Bonn-Bad Godesberg für die laufende Unterstützung meiner Bryozoen-Arbeiten.

VI. Schriftenverzeichnis

BANCROFT, A. J. (1986): Secondary Nanozooecia in some Upper Paleozoic fenestrate Bryozoa. – Palaeontology **29**: 207–212; London.

BASSLER, R.S. (1953): Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. G., Bryozoa (R. MOORE, ed.), – Geol. Soc. of America and Univers. of Kansas Press: G1–253, Fig. 1–175; Lawrence.

BUGE, E. & FISCHER, J. Cl. (1970): *Atractosoecia incrustans* (d'ORBIGNY) (Bryozoa cyclostomata) espèce bathonienne symbiontic d' un pagure. – Bull. Soc. géol. de France, 7e sér. **12**: 126–133, Taf. 7, 1–15, Textfig. 1–15; Paris.

BUSS, L.W. (1979): Habitat-selection, directional growth and spatial refuges, why colonial animals have more hiding places. (In: LARWOOD, G.G. & ROSEN, B.R., eds.).– Biology and systematics of colonial organisms. Systematics Assoc., Spec. Vo. **11**: 459–497, Acad. Press.; London.

CANU, F. (1900): Révision des Bryozoaires du Crétacé figurés par d'ORBIGNY. Deuxième partie. Cheilostomata.– Bull. Soc. géol. de France, 3e sér. **28**: 334–463, Taf. 4–7, 71 Textfig.; Paris.

CANU, F. & BASSLER, R. S. (1922): Studies on the cyclostomatous Bryozoa. Fossil and Recent. Parallelata and Rectangulata.-Nr. 2443 Proceedings U.S. Nat. Museum **61**, Art. 22: 1–160, Taf. 1–28, 40 Textfig.; Washington.

CANU, F. & BASSLER, R. S. (1923): North American Later Tertiary and Quaternary Bryozoa.- Smithsonian Institution, U.S. Nat. Mus., Bull. **125**: 1–302, Taf. 1–47, Fig. 1–38; Washington.

DAQUÉ, E. (1939): Die Fauna der Regensburger Oberkreide: 1–218, Taf. 1–17, Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften (Beck'sche Verlagsbuchhandlung München).

GREGORY, J. W. (1896): Catalogue of the Fossil Bryozoa in the Department of Geology, Brit. Mus. (Nat. History). The Jurassic Bryozoa: 1–239, Taf. 1–11, Fig. 1–22; London.

GREGORY, J. W. (1899): Catalogue of the Fossil Bryozoa in the Department of Geology, Brit. Mus. (Nat. History). The Cretaceous Bryozoa. Vol. 1: I–XIV, 1–457, Taf. 1–17, 64 Textfig.; London.

GÜMBEL, E. W. (1868): Geologische Beschreibung des Königreichs Bayern, Geol. Beschreibung des ostbayerischen Grenzgebirges: 1–968, 5 Karten; Gotha.

MARCUS, E. & MARCUS, E. (1962): One some lunulitiform Bryozoa.- Ciên. Univ. Sao Paulo 261, Zoologica 24: 281–324, Taf. 1–5; Sao Paulo.

MCKINNEY, F. K. (1977): Functional interpretation of lyre - shaped Bryozoa.– Palaeobiology **3**, 4: 90–97.

MCKINNEY, F. K. & JACKSON, J.B.C. (1989): Bryozoan Evolution: 1–238. U. Hyman; London.

MOYANO, H. J. (1982): Genus *Disporella* GRAY 1848. Two new Chilean species (Bryozoa cyclostomata).– Bol. Sci. biol. de Concepcion 53: 71–77; Concepcion.

ORBIGNY, A. d' (1851–1854): Paléontologie Française. Terrains Crétacés. Mollusques Bryozoaires: 1–1192, Taf. 600–800; Paris.

PITT, L. & TAYLOR, P.D. (1994): Systematics of the Meliceritid cyclostome Bryozoans; introduction and the genera *Elea*, *Semielea*, and *Reptomultelea*. – Bull. Nat. Hist. Museum, Geol. Ser., 50: 1–103, 302 Fig.

POLUZZI, A. G. & COPPA, M.G. (1991): Zoarial strategies to win space in *Calpensia nobilis* (ESPER). In: F. P. BIGEY (Ed.): Bryozoaires actuels et fossiles. – Bull. soc. sci. nat. Quest Fr. Mém. HS1: 337–360, Taf. 1–5, Textfig. 1–5; Nantes.

SCHAFER, PR. (1991): Brutkammern der Stenolaemata (Bryozoen): Konstruktionsmorphologie und stratigraphische Bedeutung. – Courier Forsch.-Inst. Senckenberg **136**: 1–263, Taf. 1–55, 76 Abb.; Frankfurt.

SILÉN, L. & HARMELIN, J.G. (1974): Living Diastoporidae (Bryozoa cyclostomata) with special regard to polymorphism. – Acta Zoologica **55**: 81-96, Fig. 1–22.

TAYLOR, P. D. (1975): Monticles in a Jurassic cyclostomatous bryozoan. – Geol. Mag. 112: 601–606, Taf. 1, 1 Textfig.; London.

TAYLOR, P. D. (1976): Multilamellar growth in two Jurassic cyclostomatous Bryozoa. – Palaeontology **19, 2**: 293–306, Taf. 43–44, 7 Textfig.; London.

TAYLOR, P. D. (1979): Functional significance of contrasting colony form in two Mesozoic encrusting bryozoans. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **26**: 151–158; Amsterdam.

TAYLOR, P. D. (1984): Adaptions for spatial competition and utilisation in Silurian encrusting bryozoans.- Special papers in Palaeontology **32**: 197–210, Taf. 12. In N. J. BASSET & J. D. LAWSON (Eds.).

TAYLOR, P. D. (1990): Encrusters. In Palaeontology. A Synthesis: 346–351. E. GRIGGS & P.R. CROWTHER (Eds.). Brackwell Scientific Publication; Oxford.

WALFORD, E. A. (1894): On cheilostomatous Bryozoa from the Middle Lias. – Quarterly Journ. of the Geol. Soc. **50**: 79–84, Taf. 5–7; London.

WALTER, B. (1969): Les Bryozoaires jurassiques en France. – Docum. Lab. géol. Fac. Sci. Lyon **15**: 1–328, Taf. 1–20, 16 Textfig.; Lyon.

WALTER, B. & POWELL, H. P. (1973). Exceptional preservation in cyclostome Bryozoa from the Middle Lias of Nothhamptonshire. – Palaeontology **16**: 219–221, Taf. 20; London.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

Fig. 1–7: *Diaperoecia neumeieri* n. sp. Ob. Turon Zaitzkofen (Oberpfalz). Verschieden gestaltete multilamelläre Zoarien. Nr. 13837–13842. Coll. VOIGT.

Fig. 7 Apertura eines sekundären Nanozooeciums, das von einer zentralen Öffnung durchbohrte terminale Diaphragma zeigend. Stark vergrößert Coll. VOIGT Nr. 13593. Vergl. Taf. 3, Fig. 4–5.

Bemerkungen: Die Originale befinden sich in der Coll. VOIGT, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Hamburg. Die Nummern entsprechen der Photokartei der Bryozoen-Coll. VOIGT.

Tafel 2

Fig. 1–4 *Diaperoecia neumeieri* n. sp. Ob. Turon Zaitzkofen (Oberpfalz).

Fig. 1 Multilamelläres Zoarium im Querschnitt, zwei Äste umhüllend. Coll. VOIGT Nr. 13930.

Fig. 2 Multilamelläres Zoarium im Querschnitt. Coll. VOIGT Nr. 13393.

Fig. 3 Dasselbe Exemplar vergrößert, die hohlen röhrenförmigen Zooecien quer angeschnitten zeigend.

Fig. 4. Blasenförmige Ovicelle (Gonozooecium) in der oberen Bildhälfte. Holotypus. Coll. VOIGT Nr. 13395.

Tafel 3

Fig. 1–5. *Diaperoecia neumeieri* n. sp. Ob. Turon Zaitzkofen (Oberpfalz)

Fig. 1. Stockoberfläche mit Zooecien ohne Peristom. Coll. VOIGT Nr. 13924.

Fig. 2 Kolonieoberfläche, die quer orientierten Anwachsstreifen zeigend, die Längsgrenzen der Zooecien nicht sichtbar. Coll. VOIGT Nr. 13593.

Fig. 3 Schwach gewellte Stockoberfläche mit deutlichen Peristomen. Längsgrenzen der Zooecien nur in der linken oberen Ecke schwach angedeutet. Coll. VOIGT Nr. 13593.

Fig. 4: Stockoberfläche mit teils offenen und teils durch ein zentral durchbohrtes terminales Diaphragma geschlossenen Peristomen, die den sekundären Nanozooecien entsprechen. Coll. VOIGT Nr. 13593.

Fig. 5 Dasselbe Exemplar stark vergrößert, die Peristome der ringförmig umrandeten zentralen Öffnungen der sekundären Nanozooecien zeigend. Zooeciengrenzen nicht sichtbar (vgl. Taf. 1, Fig. 7).

Tafel 4

Fig. 1–4: *Diaperoecia neumeieri* n. sp. Ob. Turon Zaitzkofen (Oberpfalz).

Fig. 1: Wirtelmuster der Zooecien in der Pseudo-Ancestrula-Region. Coll. VOIGT Nr. 13395, Holotypus.

Fig. 2: Dasselbe Exemplar, spiraliges Wachstum in der Pseudo-Ancestrula-Region zeigend.

Fig. 3: Pseudo-Ancestrula-Region mit Wirtelstruktur der Zooecien. Coll. VOIGT Nr. 13903.

Fig. 4: Dasselbe Exemplar, einen Teil der terassenartig verwitterten multilamellären Kolonie zeigend. In der unteren Bildhälfte 2 Knospungszentren verschieden alter Subkolonien mit spiralig orientierten Zooecien in der Pseudo-Ancestrula-Region.

Tafel 5

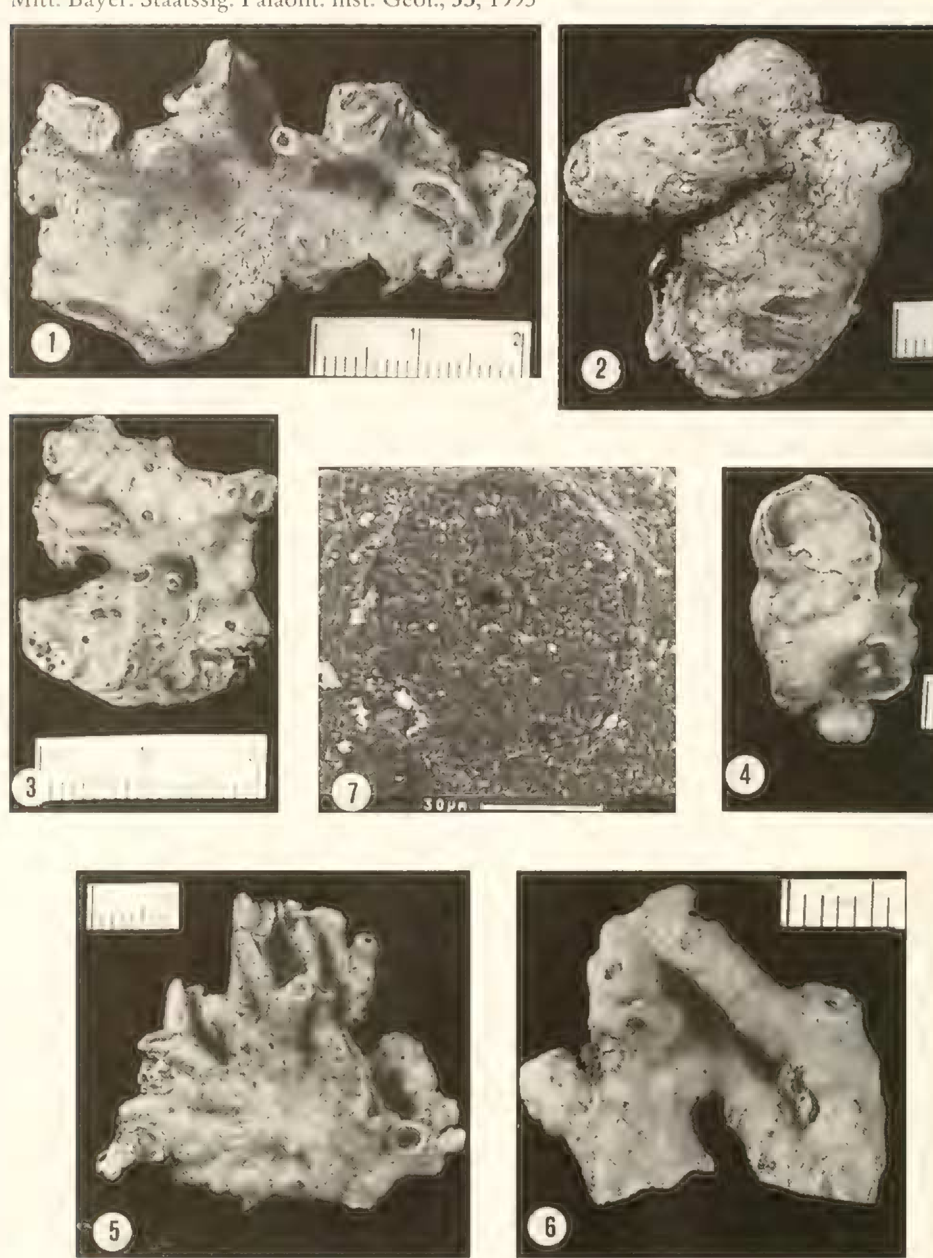
Fig. 1: Anschliff des multilamellären Zoariums, vermutlich ein angeschnittenes Gonozooecium mit einem Zooecium-Röhrchen in der linken Bildmitte zeigend. Coll. VOIGT Nr. 13930.

Fig. 2: Angewitterte Stockoberfläche, mehrere Zooecienlagen einander in verschiedenen Richtungen überwachsend. Coll. VOIGT NR. 13924.

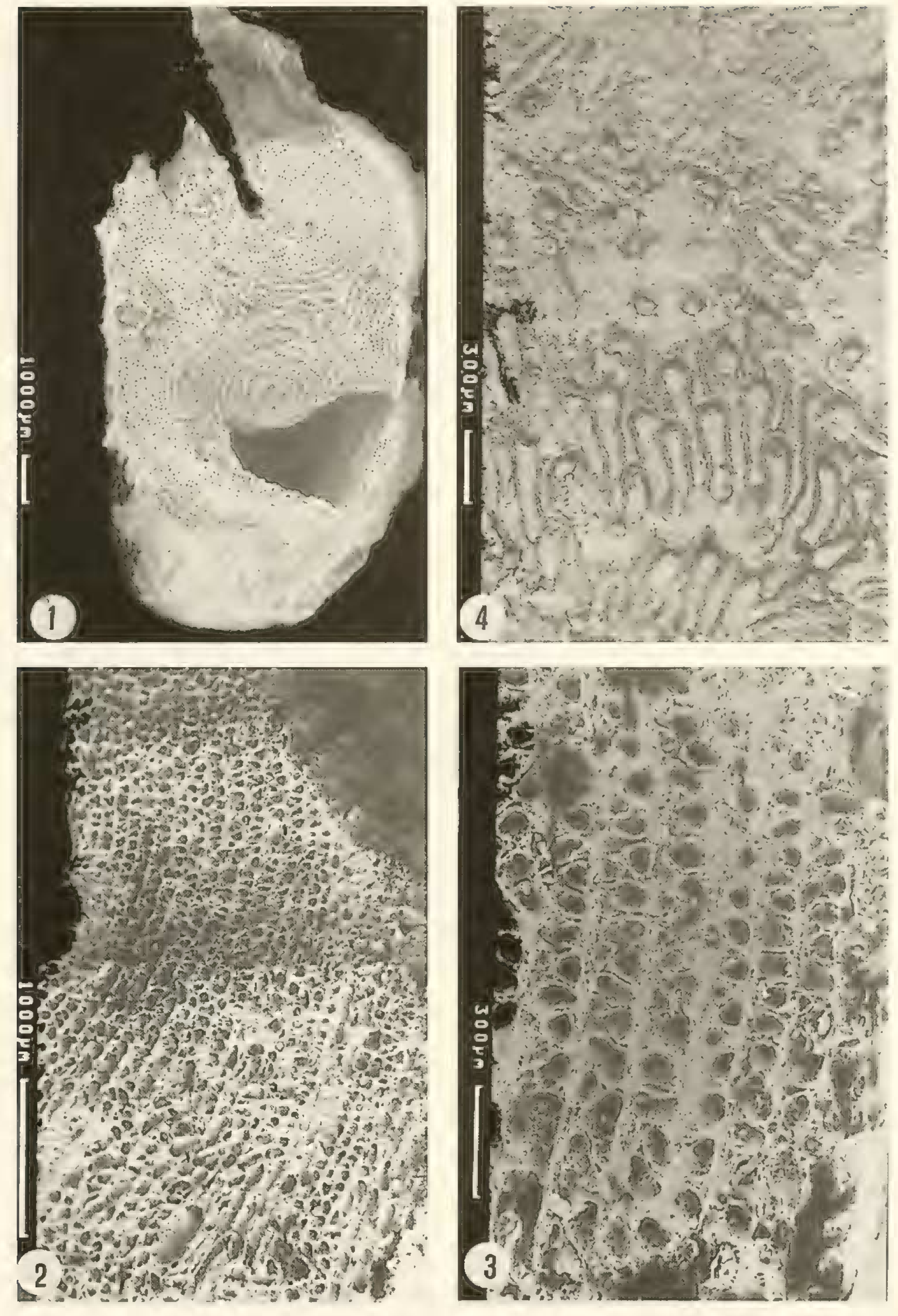
Fig. 3: Vergrößerter Ausschnitt desselben Exemplares, die Wirtelstruktur einer Pseudo-Ancestrula-Region zeigend.

Fig. 4: Vergrößerter Ausschnitt desselben Exemplares, die diskordante Überlagerung einer Wirtelstruktur zeigend.

Fig. 5: Bruchfläche des multilamellären Zoariums, die Zooecien im Längsbruch, oben im Querbruch zeigend. Ob die beiden Hohlräume Gonozooecien sind, ist unsicher. Coll. VOIGT Nr. 13932.

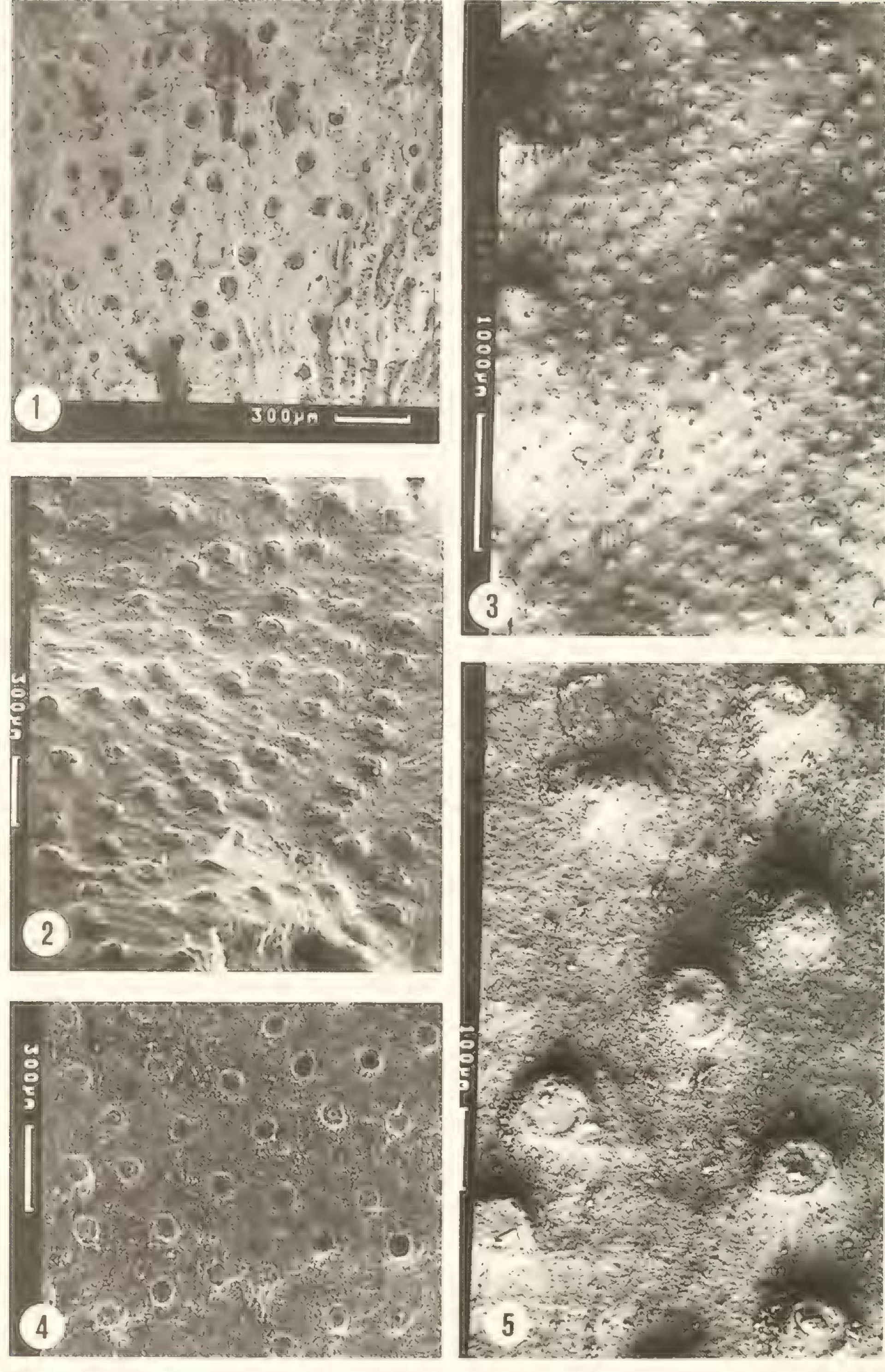


EHRHARD VOIGT: *Diaperoecia neumeieri* **Tafel 1**



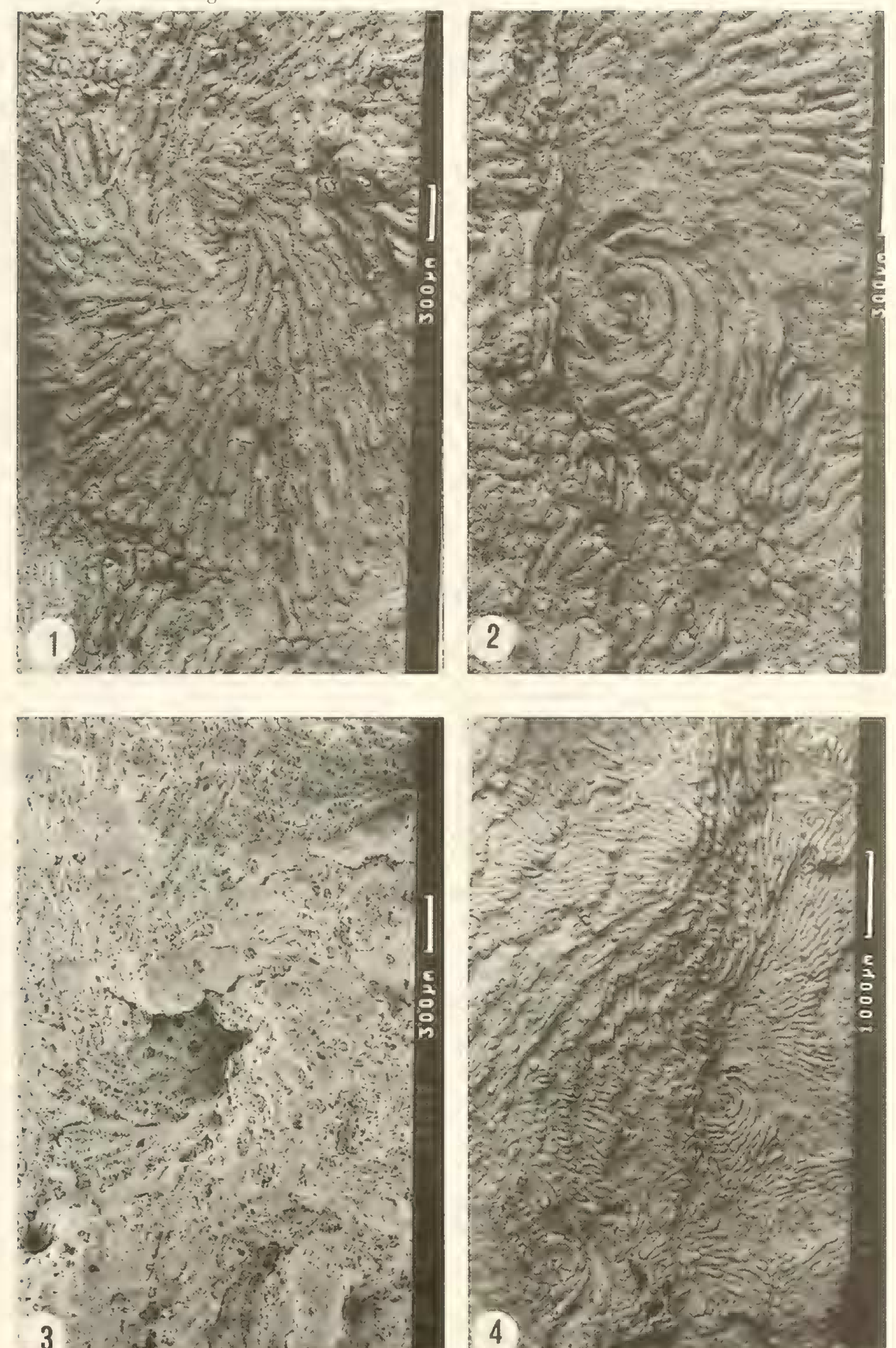
EHRHARD VOIGT: *Diaperoecia neumeieri*

Tafel 2

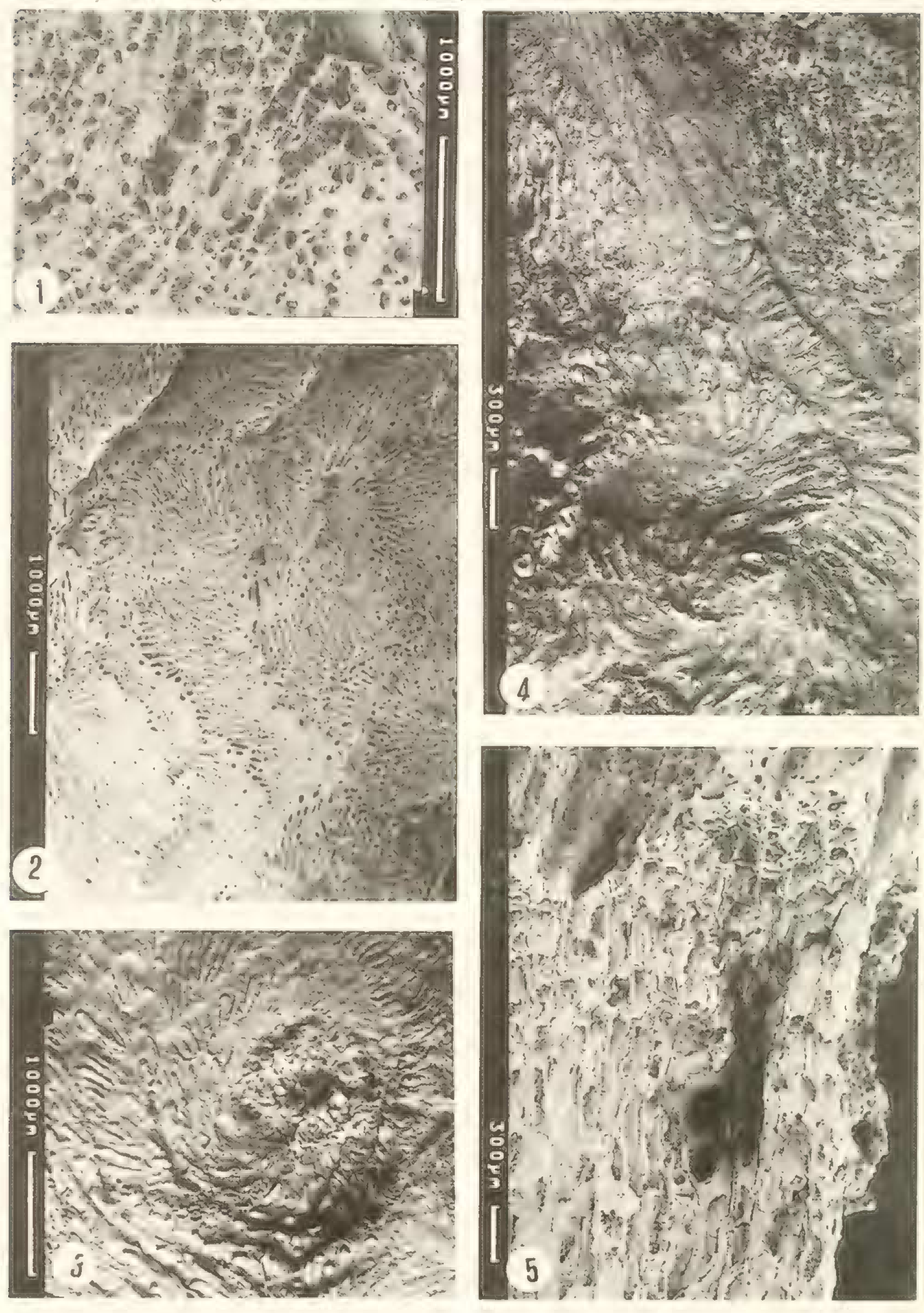


EHRHARD VOIGT: *Diaperoecia neumeieri*

Tafel 3



EHRHARD VOIGT: *Diaperoecia neumeieri* Tafel 4



EHRHARD VOIGT: *Diaperoecia neumeieri* **Tafel 5**